REVISION DEL GENERO *STREPTOSTACHYS* (POACEAE-PANICOIDEAE), SU POSICION SISTEMATICA DENTRO DE LA TRIBU PANICEAE[1]

Osvaldo Morrone[2] *and Fernando Zuloaga*[2]

RESUMEN

Los límites genéricos de *Streptostachys* Desv. son discutidos, tomando en consideración caracteres exomorfológicos y anatómicos. *Streptostachys* queda principalmente definido por poseer raquilla engrosada entre la gluma inferior y el antecio superior, cariopsis con hilo linear, antecio superior papiloso y piloso y lígula ciliada o ausente. Se consideran dentro del género a *S. asperifolia*, *S. macrantha*, y *S. ramosa*. *Streptostachys acuminata* es tratada como *Urochloa acuminata* y *S. robusta* como una especie dudosa dentro del género *Ichnanthus*.

ABSTRACT

In this work the generic limits of *Streptostachys* Desv. are discussed, considering exomorphological and anatomical characters. *Streptostachys* is mainly defined here by the thickening of the rachilla, caryopsis with a linear hilum, ornamentation of the upper anthecium and with the ligule ciliate or absent. Three species are treated within the boundaries of *Streptostachys*: *S. asperifolia*, *S. macrantha*, and *S. ramosa*. *Streptostachys acuminata* is treated as *Urochloa acuminata* and *S. robusta* is discussed and considered as a doubtful species of *Ichnanthus*.

El género *Streptostachys* fue creado por Desvaux en el año 1810 sobre la base de una especie, *S. asperifolia* Desv.

Streptostachys fue estudiado por varios autores en los últimos años, incluyendo el análisis del género en particular o como parte de floras regionales o de estudios de géneros de gramíneas para todo el mundo.

Renvoize (1984b) incluyó dentro de *Streptostachys* cinco especies en su tratamiento de las gramíneas de Bahia y lo caracterizó por incluir plantas anuales o perennes, con espiguillas solitarias o apareadas sobre inflorescencias racemosas, gluma inferior ⅓ a ¾ del largo de la espiguilla y separada de la gluma superior por un entrenudo corto.

Zuloaga & Soderstrom (1985) trataron en *Streptostachys* a *S. asperifolia*, *S. macrantha* (Trin.) Zuloaga & Soderstrom, y *S. ramosa* Zuloaga & Soderstrom por tener lígulas ciliadas o ausentes, espiguillas engrosadas entre la gluma inferior y el antecio superior, cariopsis con hilo linear y antecio superior piloso y con papilas simples distribuidas regularmente en toda la superficie.

Clayton & Renvoize (1986) consideraron a *Streptostachys* como género monotípico, ubicando a *S. ramosa* y *S. macrantha* en *Panicum*, no validando en el primer caso la combinación correspondiente, y sin mencionar las especies descriptas por Renvoize en 1984a, *S. robusta* y *S. acuminata*. Estos autores distinguieron al género básicamente por poseer raquilla engrosada e incurva por debajo de la inserción de la espiguilla; citaron la presencia de células fusoides en el género y lo relacionaron con *Acroceras* por poseer hilo linear.

Watson & Dallwitz (1988) siguieron el criterio

[1] Deseamos expresar nuestra gratitud al Gerrit Davidse por la revisión crítica del manuscrito, su valioso aporte acerca de la presencia de eleosoma en *S. asperifolia*, y sus opiniones sobre la delimitación del género y especies dentro del mismo.

[2] Instituto de Botánica Darwinion, Casilla de Correo 22, 1642 San Isidro, Argentina.

de Clayton & Renvoize (1986), sin discutir las relaciones de *Streptostachys* ni mencionar la ubicación de las especies excluidas del mismo. Watson & Dallwitz describieron al género con lígulas ciliadas o ausentes, espiguillas comprimidas dorsiventralmente, con raquilla conspicua entre la gluma inferior y superior y entre la flor inferior y superior, antecio superior estipitado, glumas subiguales, flor inferior con o sin pálea y masculina o neutra; antecio superior endurecido y cariopsis con hilo linear. Anatómicamente caracterizaron a *Streptostachys* como no-Kranz y con células fusoides.

Todos los autores previamente citados no han tomado en consideración la totalidad de las especies descriptas dentro del género para su delimitación en la tribu Paniceae, ni han analizado los caracteres exomorfológicos y anatómicos de las mismas.

En el presente trabajo se estudian las entidades hasta ahora incluidas en *Streptostachys* desde el punto de vista exomorfológico e histofoliar, aportándose nuevos datos y discutiéndose la delimitación de *Streptostachys* y su ubicación taxonómica dentro de la tribu Paniceae.

Materiales y Metodos

El estudio exomorfológico fue realizado sobre la base de materiales de los siguientes herbarios: BAA, CEN, CEPEC, F, G, IAN, IBGE, K, M, MO, NY, P, R, RB, SI, SP, UB, US, y W.

Las fotografías de cortes transversales de hoja y epidermis fueron tomadas con un microscopio electrónico de barrido, siendo el aparato utilizado un *Jeol* JSM-25 SII, de la Facultad de Odontología (Universidad Nacional de Buenos Aires, Argentina).

Para el estudio de los caracteres histofoliares se empleó la penúltima lámina de la innovación fértil, realizándose los cortes transversales y longitudinales en el tercio medio de la lámina. Se utilizó material proveniente de ejemplares de herbario, previo tratamiento con Contrad 70 (Schmid & Turner, 1977). Para la obtención de ambas epidermis se siguió el método de Metcalfe (1960).

Los cortes fueron realizados a mano alzada y coloreados con azul de metileno al 1% en agua, y safranina al 1% en alcohol 80° o con safranina-fast green y montados en gelatina-glicerina o en bálsamo de Canadá. Para la observación de las células clorenquimáticas se realizaron macerados siguiendo el método de Jeffrey (Sass, 1940). Para la identificación de los cuerpos de sílice y células suberosas se utilizó respectivamente fenol (Metcalfe, 1960) y Sudán III (Sass, 1940). Para la detección de cristales se siguió el método propuesto por Sánchez & Casabona (1981). La determinación de almidón y su distribución se realizó mediante unas gotas de solución iodo-iodurada (Sass, 1940).

La presencia de aceites en la espiguilla se detectó con el reactivo Sudán IV (Jensen, 1962). Para la caracterización de lignina se utilizó floroglucina clorhídrica (Johansen, 1940). Las observaciones y dibujos fueron realizados con un microscopio Wild M20 con cámara de dibujo. Para las descripciones se adoptó la terminologiá propuesta por Ellis (1976, 1979). Los ejemplares utilizados para el estudio histofoliar de las especies han sido identificados con un * en la cita del material examinado.

Resultados y Discusion

De acuerdo con los resultados obtenidos en el presente trabajo se ha hallado una manifiesta variabilidad en las cinco especies revisadas. Consecuentemente, se han tratado de establecer caracteres válidos para definir el género y cuales son las especies que pertenecen al mismo.

Así, se considera que el poseer lígula ciliada o ausente; espiguilla comprimida dorsiventralmente, con raquilla engrosada y manifiesta entre las glumas, antecio inferior y superior; antecio superior piloso y papiloso, y cariopsis con hilo linear, ocupando todo el largo de la cariopsis, son los caracteres que permiten distinguir a *Streptostachys* del resto de los géneros afines pertenecientes a la tribu Paniceae.

RAQUILLA

Zuloaga & Soderstrom (1985), Clayton & Renvoize (1986), y Watson & Dallwitz (1988), mencionaron entre los caracteres distintivos de *Streptostachys* la presencia de raquilla engrosada. Este engrosamiento se encuentra tanto en *S. asperifolia* como en *S. macrantha* y *S. ramosa*; en las tres especies la raquilla se halla conspicuamente endurecida y ensanchada entre la gluma inferior y el antecio superior, siendo los bordes inferiores involutos en *S. asperifolia* y rectos en *S. macrantha* y *S. ramosa*. Al efectuar cortes transversales de la raquilla en *S. asperifolia* se observó que la misma es hueca en la porción distal debajo del antecio superior, mientras que en *S. macrantha* y *S. ramosa* la raquilla se presenta maciza en toda su extensión a la madurez de la espiguilla (Fig. 1D).

Se ha detectado un eleosoma en la porción engrosada de la raquilla en espiguillas maduras de *S. asperifolia*, *S. macrantha*, y *S. ramosa*. A través de un ensayo con Sudán IV se hallaron abundantes

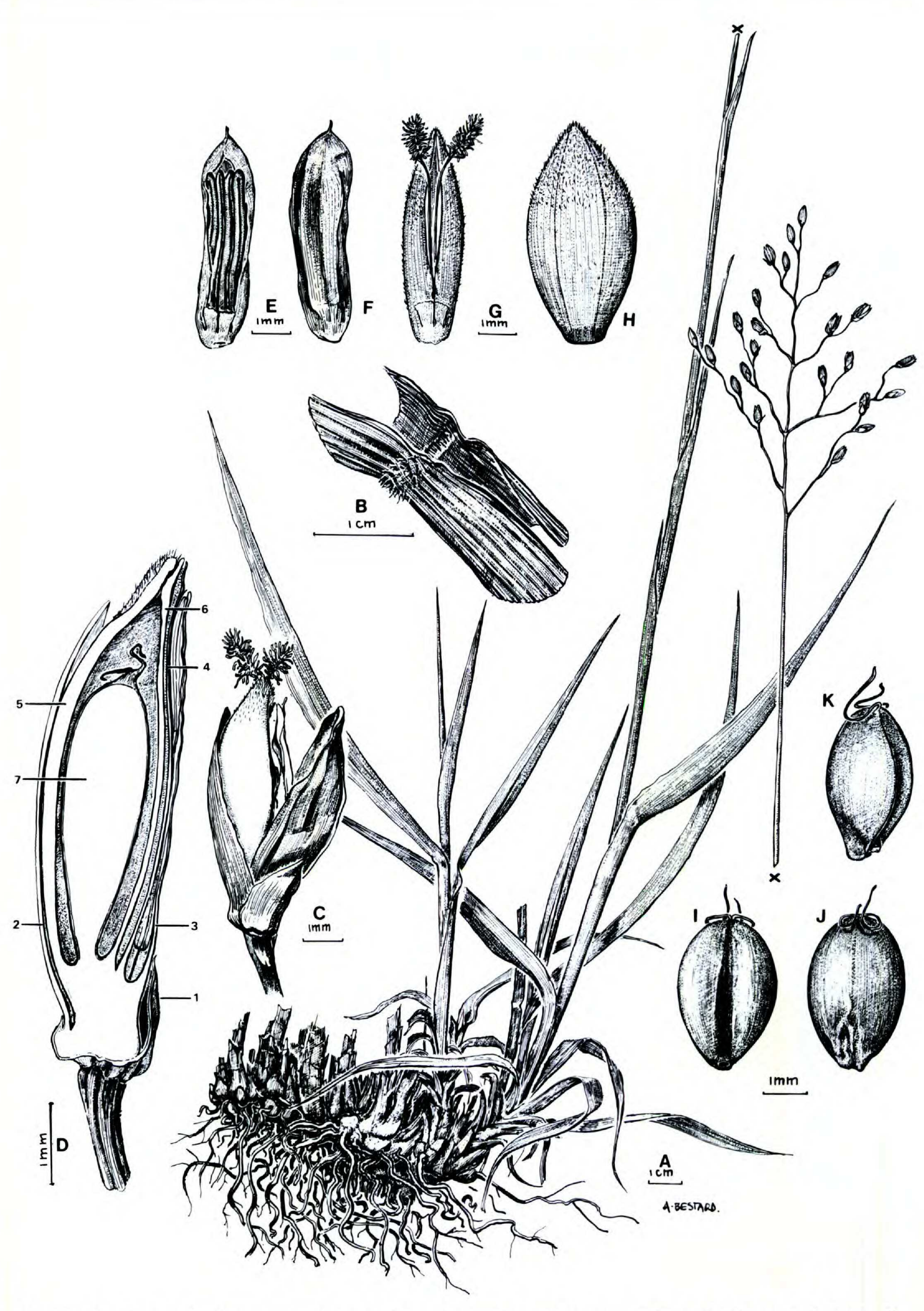


FIGURA 1. *Streptostachys macrantha.*—A. Aspecto general.—B. Detalle de la región ligular.—C. Espiguilla, vista lateral.—D. Corte longitudinal de espiguilla: 1, gluma inferior; 2, gluma superior; 3, lemma inferior; 4, pálea inferior; 5, lemma superior; 6, pálea superior; 7, cariopsis.—E. Flor inferior con estambres y lodículas.—F. Pálea inferior.—G. Pálea superior con lodículas.—H. Antecio superior, vista ventral.—I. Cariopsis, vista hilar.—J. Cariopsis, vista escutelar.—K. Cariopsis, vista lateral. (De *Irwin & Soderstrom 7131.*)

gotitas de aceite en la epidermis y tejidos hipodérmicos de la raquilla, principalmente entre la inserción de la gluma inferior y superior.

La presencia de este tejido en diásporas de gramíneas ha sido extensamente correlacionada con la dispersión a través de hormigas (mirmecofilia), habiendo sido documentada la existencia de eleosoma en diversos géneros de gramíneas (Davidse, 1987). Beattie (1983) señaló diversas hipótesis para el establecimiento de la mirmecofilia, entre las que incluye protección contra el fuego, dispersión a distancia, y el hecho de poseer los hormigueros un microhabitat rico en nutrientes.

HILO

Si bien no existen estudios generales sobre el tipo de hilo y sus relaciones evolutivas en las gramíneas, en particular en la tribu Paniceae, Filgueiras (1986) y Sendulsky et al. (1987) consideraron la utilización del mismo de valor taxonómico.

Clayton & Renvoize (1986) citaron hilo linear en la tribu Paniceae en los géneros *Acroceras* Stapf, *Homolepis* Chase, *Louisiella* Hubbard & Leonard, *Mesosetum* Steudel, *Oplismenopsis* Parodi, *Streptostachys*, *Tatianyx* Zuloaga & Soderstrom y en cinco especies de *Panicum*.

En la presente revisión se considera importante el carácter de hilo linear para la delimitación de géneros dentro de las Paníceas, y se desestima el considerar a *Panicum* como un género variable en lo que a este carácter se refiere. Así, de las cinco especies citadas por Clayton & Renvoize (1986) para el género, las tratadas como *Panicum ramosum* y *Panicum macranthum* pertenecen al género *Streptostachys*, *Panicum glutinosum* Sw., y *Panicum villaricense* Mez a *Homolepis* (Zuloaga & Soderstrom, 1985).

La restante especie con hilo linear tratado por Clayton & Renvoize (1986) en *Panicum*, *P. pilgerianum* (Schweick.) Clayton, originalmente descripta para el género *Acroceras*, fue segregada por Launert (1970) en el género *Psilochloa*, caracterizándose el género por ser Kranz, del subtipo anatómico PS y con hilo linear.

TIPO DE LÍGULA Y ORNAMENTACIÓN DEL ANTECIO SUPERIOR

Webster (1988), en su tratamiento de los géneros de Paníceas de América del Norte, consideró entre los caracteres genéricos distintivos en la tribu el tipo de lígula, la presencia o ausencia de la misma, y la ornamentación y textura del antecio superior. La lígula es ciliada a nula en *S. asperifolia*, *S. macrantha*, y *S. ramosa*, mientras que el antecio superior se presenta endurecido y piloso con papilas simples distribuidas regularmente en toda su superficie.

ANATOMÍA FOLIAR

Los caracteres epidérmicos de las especies analizadas responden al dermotipo panicoide, el que se caracteriza por poseer micropelos bicelulares fusiformes, cuerpos de sílice costales halteriformes o menos frecuentemente nodulares, aparatos estomáticos romboidales a subdiscoidales, y células cortas solitarias o en pares en la zona intercostal (Metcalfe, 1960; Prat, 1932, 1936; Tateoka et al., 1959).

El estudio de los caracteres histofoliares de *S. asperifolia*, *S. macrantha*, y *S. ramosa* ha permitido observar discrepancias en lo que al síndrome de Kranz se refiere.

De acuerdo con los caracteres histofoliares *S. macrantha* y *S. ramosa* son dos especies Kranz, del subtipo anatómico MS por tener:

- —Presencia de una vaina mestomática Kranz alrededor de los haces vasculares, cuyas células poseen cloroplastos especializados.
- —Ausencia de vaina parenquimática.
- —Presencia de almidón en la vaina Kranz.
- —Cuatro tipos de haces vasculares, con haces vasculares de tercer y cuarto orden por debajo de las células buliformes.
- —Dos a tres células clorenquimáticas entre haces vasculares contiguos.
- —Células Kranz rectangulares, alargadas longitudinalmente en vista paradermal.
- —Relación de isótopos estables del carbono ($\delta^{13}C$). R. H. Brown (comm. pers.) reportó un $\delta^{13}C$ de − 14.39‰ y 12.19‰ para *S. macrantha* y *S. ramosa* respectivamente.

Hattersley & Watson (1976) establecieron un carácter para diferenciar los distintos subtipos fisiológicos presentes en gramíneas, distinguiendo el tipo XYMS-, el cual se corresponde con el subtipo MS de Brown (1977) y Ellis (1977) por presentar las células Kranz en contacto directo con los elementos del metaxilema. Se ha observado que este carácter es variable tanto en *S. macrantha* como en *S. ramosa*, hallándose, aún dentro de un mismo ejemplar, haces vasculares primarios con o sin células intermedias entre la vaina Kranz y los elementos de metaxilema.

Streptostachys asperifolia es, en cambio, una especie no-Kranz, con doce células clorenquimá-

ticas entre haces vasculares contíguos, presencia de almidón en las células clorenquimáticas, haces vasculares con vaina mestomática y parenquimática sin cloroplastos especializados, hallándose en la especie células fusoides y mesófilo laxo. Brown (1977) reportó para esta especie un valor de isótopos estables del carbono de −27.0‰.

El hecho de poseer *S. asperifolia* un tipo fotosintético y anatómico diferente al presente en *S. macrantha* y *S. ramosa*, podría implicar la exclusión de las dos últimas especies de *Streptostachys*. Existen sin embargo en la tribu Paniceae otros géneros, como por ejemplo *Alloteropsis* y *Panicum*, que incluyen especies C_3 y C_4. Idéntica variación fue reportada por Ellis (1984) para el género *Eragrostis* Wolf, el cual incluye hasta el momento una única especie no-Kranz, *E. walteri*. Ellis (1984) señaló que todos los representantes de la subfamilia Eragrostoideae son Kranz, y que *E. walteri* podría representar un ejemplo de reversión en la evolución del síndrome de Kranz en la subfamilia. Este autor mencionó que un fenómeno similar puede haber ocurrido dentro de las Panicoideas C_4, señalando: "However, this also implies that caution is called for in emphasizing anatomical characteristics of the Kranz syndrome when making taxonomic decisions."

Consecuentemente, se considera prematuro el establecimiento de un nuevo género sobre la base de caracteres anatómicos, existiendo uniformidad en los caracteres exomorfológicos, al menos hasta la obtención de nuevos datos cariológicos o embriológicos.

Posicion Sistematica de *S. acuminata* y *S. robusta*

Finalmente, y de acuerdo con la delimitación previa del género *Streptostachys*, se deben excluir del mismo a *S. acuminata* y *S. robusta* por las siguientes razones:

Streptostachys acuminata carece de raquilla engrosada, posee lígula membranáceo-ciliada y antecio superior transversalmente rugoso y crestado, con papilas verrugosas en toda su superficie. Anatómicamente es una planta Kranz, del subtipo PS, con numerosos cloroplastos especializados en la vaina parenquimática.

Ellis (1977) y Prendergast & Hattersley (1987) distinguieron dentro de la categoría anatómica PS los subtipos NAD-me y PEP-ck, definiendo al último por poseer cloroplastos especializados centrífugos en las células Kranz, vaina Kranz de contorno irregular (en particular en los haces vasculares secundarios), y pared tangencial externa marcadamente convexa en las células Kranz. Estos caracteres se observan en el material examinado de *S. acuminata*, aunque la posición de los cloroplastos, si bien es aparentemente centrífuga, se debe considerar dudosa por las características del material examinado.

Streptostachys robusta es una planta no-Kranz, con mesófilo sin células fusoides. La espiguilla carece del típico engrosamiento de la raquilla, posee lígula membranácea y laciniada en la porción apical, láminas pseudopecioladas, espiguilla comprimida lateralmente, y gluma inferior ⅘ del largo de la espiguilla y con largos pelos hacia el ápice. Desafortunadamente el material en que se basó la nueva especie es inmaduro, por lo que no se pueden apreciar con claridad los caracteres del antecio superior. No obstante, fue posible ver en determinadas espiguillas dos pequeños apéndices, o aurículas, membranosos en la base de la lemma superior. Este carácter, sumado al tipo de lámina, compresión de la espiguilla, y largo relativo y pilosidad de la gluma inferior, permiten suponer que la especie puede pertenecer al género *Ichnanthus*. Sin embargo, y dado que no fue posible relacionar a la misma con alguna de las especies tratadas en la monografía de Stieber (1982, 1987), se ha considerado inapropiado efectuar una nueva combinación sobre la base de material incompleto, por lo que esta especie debe ser excluida del género *Streptostachys* y su posición considerada momentáneamente dudosa.

Los caracteres distintivos de las cinco especies incluídas hasta el presente en *Streptostachys* han sido resumidos en la Tabla 1.

Tratamiento Taxonomico

Streptostachys Desv., Nouv. Bull. Sci. Soc. Philom. Paris 2: 187–190. 1810. ESPECIE TIPO: *S. asperifolia* Desv.

Plantas perennes, cespitosas, con cañas decumbentes y ramificadas en los nudos inferiores a erectas. Hojas con lígulas ciliadas o ausentes; láminas ovado-lanceoladas a lanceoladas, planas, de pilosidad variable. Inflorescencias terminales laxas, con espiguillas solitarias o apareadas; panojas axilares presentes o ausentes. Espiguillas desarticulándose por debajo de las glumas, comprimidas dorsiventralmente, elipsoides, densamente hirsutas o glabras, con raquilla engrosada y manifiesta entre la gluma inferior y el antecio superior, incurva o no en la porción basal; gluma inferior ⅙–⅘ del largo de la espiguilla (1)3–5(7)-nervia, gluma superior y lemma inferior subiguales, gluma superior 5–7-

TABLE 1. Caracteres comparativos de las especies tratadas hasta el presente en *Streptostachys*.

	S. asperifolia	*S. acuminata*	*S. macrantha*	*S. ramosa*	*S. robusta*
Raquilla engrosada	+	–	+	+	–
Hilo linear	+	?	+	+	?
Tipo de lígula	ciliada a ausente	membranaceo-ciliada	ciliada a ausente	ciliada a ausente	membranaceo-laciniada
Ornamentación del antecio superior	liso, piloso y papiloso	transversal-mentrugoso, olabro	liso, piloso y papiloso	liso piloso y papiloso	liso, sin papilas, glabro
Aurículas	–	–	–	–	+
Anatomía foliar	no-Kranz	Kranz, PS	Kranz, MS	Kranz, MS	no-Kranz
Células fusoides	+	–	–	–	–
Pseudopeciolo	Ausente	Ausente	Ausente	Ausente	Presente
Compresión de la espiguilla	Comprimida dorsiventralmente	Comprimida dorsiventralmente	Comprimida dorsiventralmente	Comprimida dorsiventralmente	Comprimida lateralmente

nervia, lemma inferior (3)5–7-nervia; pálea inferior conspicua, de tamaño similar a la lemma inferior, glabra, a reducida o ausente; flor inferior masculina o ausente; antecio superior elipsoide, endurecido, liso, piloso, con pelos uni- o bicelulares sobre toda la superficie, con papilas simples distribuidas regularmente; lodículas 2, truncadas, conduplicadas, abrazando los bordes inferiores de la pálea; estambres 3; estilos libres, estigmas plumosos; cariopsis con hilo linear ocupando todo el largo de la cariopsis, embrión menos de ½ del largo de la cariopsis.

Género americano con tres especies, incluyendo, además de la especie tipo, a *S. macrantha* y *S. ramosa*.

CLAVE DE LAS ESPECIES

1a. Panoja terminal y axilares numerosas saliendo en abanico en el extremo de las cañas. Espiguillas de 3.6–5.1 mm de largo, raquilla con los bordes inferiores involutos. Gluma inferior ⅔–⅘ del largo de la espiguilla. Planta no-Kranz con células fusoides .... 1. *S. asperifolia*
1b. Panojas axilares ausentes. Espiguillas de 5.9–9.3 mm de largo, raquilla con los bordes inferiores rectos. Gluma inferior ⅙–⅔ del largo de la espiguilla. Plantas Kranz, MS, células fusoides ausentes.
2a. Plantas de 30–70 cm de alto. Láminas de 7–14 cm de largo, 0.7–1.3 cm de ancho. Panojas de 5–10 cm de largo. Transcorte de la hoja con zonas costales e intercostales poco marcadas; estomas abaxiales no hundidos y no cubiertos por papilas. .... 2. *S. macrantha*
2b. Plantas de 1.3–2 m de alto. Láminas de 35–60 cm de largo, 1–1.4 cm de ancho. Panojas de 30–45 cm de largo. Transcorte de la hoja con zonas costales e intercostales marcadas; estomas abaxiales hundidos y cubiertos por papilas .... 3. *S. ramosa*

1. Streptostachys asperifolia Desv., Nouv. Bull. Sci. Soc. Philom. Paris 2: 190. 1810. *Panicum asperifolium* (Desv.) A. Hitchc., Contr. U.S. Natl. Herb. 22: 489. 1922. *Panicum streptostachys* Sprengel, Syst. Veg. 1: 316. 1825. *Streptostachys hirsuta* P.Beauv., Ess. Agrost.: 50, pl. 10, f. 11, 1812. TIPO: "Habitat in America (guian.)," *Desvaux s.n.* (holotipo, P; fragmento, US).

Panicum perfoliatum Nees, Agrost. Bras.: 142. 1829. TIPO: Brasil. Piauí: "Habitat in graminosis in de Serra dos dois Irmãos ad Oeiras usque ad Provinciae Piauhiensis," *Martius s.n.* (holotipo, M; isotipo, M).
Panicum balanites Trin., Linnaea: 297. 1836. TIPO: Brasil. Amazonas: Colares, *Poeppig s.n.* (holotipo, LE n.v.; isotipos, US, W).
Panicum vaginaeflorum Steudel, Syn. Pl. Glumac. 1: 80. 1854. TIPO: Guyana Francesa: sin localidad y colector (holotipo, P; fragmento, K).

Plantas perennes, cortamente rizomatosas, cañas decumbentes, arraigadas en los nudos inferiores, luego erectas, de 25–100 cm de alto, ramificadas en los nudos superiores; entrenudos huecos, cilíndricos; nudos comprimidos, pubescentes o glabros. Vainas de 4.5–10 cm de largo, densamente hirsutas o glabras, los márgenes pestañosos; lígulas ciliadas, de 1–1.8 mm de largo, o ausentes; láminas ovado-lanceoladas, de 10–28 cm de largo, 1.8–4.3 cm de ancho, planas, cordadas y amplexicaules, densamente hirsutas o glabras, los bordes basales ciliados con largos pelos blanquecinos, tuberculados. Inflorescencias terminales de 6–16 cm de largo, 1–9 cm de ancho, oblongas a piramidales, largamente pedunculadas; eje principal esparcidamente piloso a glabro, racimos divergentes, alternos, ejes de las ramificaciones esparcidamente pilosos a escabrosos, triquetros, espiguillas en pares

sobre ambos lados del eje; pedicelos cortos, angulosos, escabrosos, ocasionalmente con largos pelos blanquecinos. Panojas axilares numerosas, similares a la panoja terminal. Espiguillas elipsoides, de 3.6–5.1 mm de largo, 1.2–1.9 mm de ancho, densamente hirsutas o glabras, con raquilla conspicua y engrosada entre la gluma inferior y el antecio superior, los bordes inferiores involutos y rodeando el ápice del pedicelo. Gluma inferior oblonga, obtusa, de 3–4.7 mm de largo, ⅔–⅘ del largo de la espiguilla, 5–7-nervia, con nervios anastomosados hacia el ápice. Gluma superior de 2.7–4.7 mm de largo, dejando libre el ápice del antecio superior, 5–7-nervia, obtusa. Lemma inferior 5-nervia, membranácea a endurecida y cubriendo con los bordes al antecio superior. Pálea inferior de 1.3–2.4 mm de largo, 0.4–0.7 mm de ancho, castaña a blanquecina, hialina, glabra, o ausente; flor inferior ausente. Antecio superior elipsoide, de 3–3.9 mm de largo, 1.3–1.6 mm de ancho, pajizo, liso, con papilas simples distribuidas regularmente, piloso hacia la porción superior; lodículas abrazando los bordes inferiores de la pálea; estambres 3, anteras de 2.4 mm de largo; estilos libres, estigmas plumosos. Cariopsis de contorno oblongo, de 2.4–2.8 mm de largo, 1.2–1.3 mm de ancho, pajizo a castaño; hilo linear, ocupando todo el largo de la cariopsis, embrión menos de ½ del largo de la cariopsis.

Distribución. Se encuentra desde Trinidad y Venezuela por las Guyanas hasta el norte de Brasil.

Material representativo examinado. BRASIL. AMAPÁ: estrada de rodagem Macapá e Clevelandia, entre os kms 106 e 110, *Black & Froes 51-12407* (IAN); 2 km from Rio Araguarí, along road from Porto Platon to Macapá, *Pires et al. 51084* (K, US); Porto Platón, *Mattos 10120* (SP, US); Calcoene, road to gold mines, *Pires & Cavalcante 52520* (K, NY); estrada Fazendinha entre os kms 8 e 14, *Black & Froes 51-12330* (IAN); Macapá, *Black & Froes 51-12279* (IAN); Matapí, *Pires & Silva 4799* (IAN, P). AMAZONAS: sin localidad, *Martius s.n.* (M). BAHIA: Bom Jesús, *Luetzelburg 416* (M, NY), *1913** (NY); Grameal Nanica, *Black 54-17938* (IAN); Serra do Aporá, *Pinto 256* (IAN); 16 km NW of Lagoinha, on side road to Minas do Mimoso, *Harley et al. 16642* (P). CEARA: Granjeiro, Taboleiros, *Luetzelburg 26008, 26507* (M); Quixadá, Fazenda Normal, *Black 55-18473* (IAN). GOIAS: 2 km N of Araguainia, *Irwin et al. 21133* (F, K, NY, US). MARANHÃO: 20 km ao sudeste de São João dos Patos ao longo da BR-230, *Valls et al. 8450* (CEN); São Luiz, Granja Barreto, *Froes 24312* (IAN, P, SP); Carema, *Froes 25860* (IAN); Itapicurú, *Black et al. 54-16679* (IAN); Alcántara, Periuasinho, *Froes 30794* (IAN). PARÁ: near Soure, Marajó Island, *Goeldi 299* (F, SP, US, W); Marabá, Serra dos Carajás, *da Silva 1868* (SP); Marabá, arredores do N5, *Secco et al. 467* (K); Caracara River, Marajó Island, *Goeldi 99* (W); Belem, Rio Guajará, *Black 54-16163* (IAN); Ilha de Colares, *Black 54-17015* (IAN); capoeira de Condeixa, Ilha de Marajó, *Black 48-3584* (IAN); camino de Jubim para Condeixa, Ilha de Marajó, *Black 48-3549* (IAN); estrada de Salvaterra para Jubim, Ilha de Marajó, *Black 48-3507* (IAN); estrada de rodagem para Vigia, *Froes 27819* (IAN); Santarem, *Maciel & Cordeiro 335** (NY), *Spruce 606, 697* (P), *Swallen 3267* (K, P, W) *Pires & Black 1137* (IAN), *Black & Ledoux 50-10273* (IAN); Marajó, *Rosa et al. 924* (NY). PERNAMBUCO: Paulista, *Tenoiro 66/151* (M). PIAUÍ: sin localidad, *Gardner 2341* (P, W); 32.8 km along road south of Aramante, *Eiten & Eiten 10371* (P); Calverao, *Luetzelburg 410* (P). RIO GRANDE DO NORTE: João Pessoa, *Sarmento & Assis 750** (NY). GUYANA. Sin localidad, *Schomburgk 774* (W). GUYANA FRANCESA: Region de Cayenne, route entre le Gallion et Montsinery, *Descoings & Luu 20217* (P); route du tour de L'Ile, *Veyvret & Cremers 4392* (P); Ile de Cayenne, route de la Chaumiere, *de Granville BC.75* (P); Cayenne, route de Rochambeau, *Hoock 103* (P); estrada Sinnamary-Iracoubo, km 13, *Black & Klein 54-17392** (IAN); campo a 10 km de Cayenne, *Black & D'Aage 54-18173* (IAN); Route de Sinnamary, *Hoock s.n.* (IAN 95073); Cayenne, *Sagot 1395* (P, W). SURINAM: Zuid Rivier, 25 km above confluence with Lucie Rivier, *Maguire et al. 53953** (P, SI); Kayserberg airstrip on the Zuid Rivier, *Kramer & Hekking 2979** (NY); Kayser airstrip, *Irwin et al. 55991** (F, P). VENEZUELA. ANZOATEGUI: bosques cercanos a Playa Colorada, a unos 25 km de Puerto La Cruz, vía Cumaná, *Aristeguieta & Labbiente 7303* (MO). BOLÍVAR: Isla en el lago de Guri (sector Las Carolinas), 15 km al E de la presa R. Leoni, *Aymard et al. 7648* (MO). SUCRE: 7 km E of the Mochima Hwy. intersection along Hwy. 9 between Cumaná and Puerto La Cruz, *Davidse 5044* (MO).

CARACTERES HISTOFOLIARES EN CORTE TRANSVERSAL (FIGS. 2A, B; 3A)

Transcorte plano, de 200–290 μm de espesor, zonas costales e intercostales suavemente pronunciadas; costilla central con un haz vascular primario asociado a células parenquimáticas incoloras hacia la cara adaxial y solitario o asociado a haces vasculares secundarios; 4–6 haces vasculares secundarios entre haces vasculares primarios contíguos, hallándose ambos tipos de haces en correspondencia con las zonas costales; haces vasculares adyacentes a una distancia de 330–350 μm y separados por aproximadamente 12 células clorenquimáticas. Haces vasculares primarios de contorno circular, trabados, rodeados por 2 vainas, la interna mestomática y la externa parenquimática, ambas sin cloroplastos especializados; vaina parenquimática contínua, compuesta por 15–21 células globosas. Haces vasculares secundarios de contorno angular, trabados; vaina parenquimática contínua, de 8–10 células; vaina mestomática completa. Clorénquima irregularmente radiado alrededor de los haces vasculares, con células tabulares, raquimorfas, dispuestas en dos capas hacia la cara adaxial, y con células isodiamétricas hacia la cara abaxial; por debajo de las células buliformes

con células clorenquimáticas tabulares distribuidas regularmente y semejando un tejido en empalizada, con abundantes cloroplastos en relación al resto del tejido clorenquimático; "arm cells" presentes, próximas a la cara abaxial; espacios intercelulares presentes. Células fusoides presentes. Células buliformes en grupos regulares de 4–5 células "tipo abanico" presentes en las zonas intercostales adaxiales. Esclerénquima hipodérmico, en correspondencia con los haces vasculares primarios y secundarios y el margen foliar. Cristales ausentes. Amiloplastos presentes en las células clorenquimáticas.

CARACTERES EPIDÉRMICOS DE LA LÁMINA EN VISTA PARADERMAL (FIG. 2C)

Zonas costales con cuerpos de sílice halteriformes, alternando con células suberosas rectangulares; aguijones ausentes. Zonas intercostales con células largas rectangulares, longitudinalmente alargadas, más de tres veces más largas que anchas, de paredes onduladas; células cortas en pares sílico-suberosos. Aparatos estomáticos romboidales a subdiscoidales, de 30–46 μm de largo, 22.5–25.5 μm de ancho, distribuidos en las zonas intercostales en 2–6 hileras, menos frecuentes en la cara adaxial. Ganchos no vistos. Micropelos 2-celulares, fusiformes, de 45–52.5 μm de largo, célula basal más corta que la distal, célula distal de paredes delgadas y ápice obtuso. Macropelos unicelulares, de 600–900 μm de largo, de paredes engrosadas, base bulbosa y ápice largamente atenuado, asociados a células epidérmicas sobreelevadas con respecto al resto de la epidermis. Papilas ausentes.

Observaciones. Diversos autores, como Metcalfe (1960), Jacques-Félix (1962), y Soderstrom & Ellis (1987) señalaron la presencia en el mesófilo de células fusoides como un carácter distintivo de la subfamilia Bambusoideae.

Las células fusoides de las Bambusoideae son, en corte transversal, fusiformes, de lumen amplio y traslúcidas, de posición lateral con respecto al haz vascular, y se hallan en contacto directo con las células de la vaina externa de los haces vasculares. En corte longitudinal se presentan estrechas, con escaso lumen celular, ligeramente más amplio hacia ambas caras epidérmicas, y están separadas unas de otras por conspicuos espacios intercelulares (Metcalfe, 1960; Calderón & Soderstrom, 1973; Ellis, 1976). Soderstrom et al. (1987) diferenciaron a las células fusoides de la tribu Phareae por presentarse, cuando maduras, globosas, transversalmente alargadas, y con paredes excepcionalmente delgadas, no dejando conspicuos espacios entre si en corte longitudinal.

Watson et al. (1985) y Watson & Dallwitz (1988) mencionaron la presencia de células fusoides en el género *Homolepis* dentro de la supertribu Panicanae. Indicaron como posible una evolución paralela o convergencia del carácter en las subfamilias Bambusoideae y Panicoideae.

Killeen & Clark (1986) reconocieron "fusoid-like cells" en especies de la sección *Laxa* del género *Panicum*. De acuerdo con estos autores, estas células eventualmente no deberían ser consideradas homólogas a las células fusoides presentes en la subfamilia Bambusoideae.

Renvoize (1987) señaló células fusoides en dos géneros de Paníceas, *Homolepis* y *Streptostachys*.

Al estudiar estas células en *S. asperifolia* se observó que las mismas difieren de las células fusoides previamente descriptas para la generalidad de las Bambusoideae, por ser en corte longitudinal más o menos cuadradas, con lumen celular amplio y por presentar escasos espacios intercelulares entre células fusoides contiguas. De acuerdo con esta descripción, dichas células coinciden con las mencionadas por Soderstrom et al. (1987) para la tribu Phareae.

En el presente trabajo se mantiene el término de fusoides para las células presentes en *S. asperifolia*, hasta tanto se efectúen estudios ontogenéticos comparados entre taxa de las subfamilias Bambusoideae y Panicoideae.

2. Streptostachys macrantha (Trin.) Zuloaga & Soderstrom, Smithsonian Contr. Bot. 59: 50. 1985. *Panicum macranthum* Trin., Gram. Panic.: 209. 1826. TIPO: Brasil, sin localidad, *Langsdorff s.n.* (holotipo, LE n.v.; isotipo, K; fragmento del tipo, US). Figure 1A–K.

Panicum vaginatum var. *alpha* et *beta* Nees, Agrost. Bras.: 156. 1829. TIPO: Brasil, sin localidad, *Sellow s.n.* (holotipo, B n.v.; isotipo, K; fragmento, US).

Plantas perennes, cortamente rizomatosas, con rizomas fuertes cubiertos de catáfilos vilosos; cañas de 30–70 cm de alto, simples, con hojas basales numerosas y manifiestamente dísticas, cañas floríferas de 2–3 nudos y con hojas con láminas reducidas; entrenudos comprimidos, glabros; nudos oscuros, pilosos o glabros. Vainas rala o densamente pilosas, cuello pajizo a violáceo, piloso o glabro. Lígulas ciliadas o ausentes. Láminas lanceoladas, acuminadas, de 7–14 cm de largo, 0.7–1.3 cm de ancho, verde oscuras, rígidas, atenuadas o cordadas. Inflorescencias terminales laxas, de 5–10 cm de largo, 2–7 cm de ancho; eje principal an-

guloso, glabro, ramificaciones inferiores verticiladas o alternas, las superiores alternas, divergentes, con espiguillas solitarias sobre pedicelos cortos; pedicelos glabros, convexos. Espiguillas elipsoides, de 5.9–7.4 mm de largo, 2.1–2.5 mm de ancho, verdosas y con tintes violáceos, pilosas sobre el ápice de la gluma superior y lemma inferior o glabras, con raquilla conspicua y engrosada entre la gluma inferior y el antecio superior. Gluma inferior ovada, de 2.3–4.7 mm de largo, ⅓–⅔ del largo de la espiguilla, 1–3-nervia, nervio medio escabroso hacia el ápice. Gluma superior de 5–6.6 mm de largo, dejando libre el ápice del antecio superior, 5–7-nervia, los nervios anastomosados hacia el ápice. Lemma inferior de 5.4–6.7 mm de largo, 3–5-nervia. Pálea inferior lanceolada, de 4.3–5.8 mm de largo, 1–1.6 mm de ancho, hialina, glabra; flor inferior presente, lodículas 2, truncadas, conduplicadas, estambres 3, anteras de 4.2 mm de largo. Antecio superior ovoide, de 5.1–5.9 mm de largo, 1.8–2.4 mm de ancho, pajizo, liso y lustroso, piloso y papiloso; lodículas de 0.7 mm de largo, abrazando los bordes inferiores de la pálea; estambres 3, anteras violáceas de 3.8 mm de largo; estigmas emergiendo por el ápice del antecio superior. Cariopsis fusiforme, de 3.6 mm de largo, 1.7 mm de ancho, hilo linear, ocupando todo el largo de la cariopsis, embrión menos de ½ del largo de la cariopsis.

Distribución. Brasil, en el Distrito Federal y los estados de Goiás y Minas Gerais, hallándose ocasionalmente en Paraguay en la Sierra de Amambay. Habita en cerrados sujetos a fuegos periódicos, en suelos pedregosos. Llega hasta aproximadamente 1,200 m. Florece entre octubre y diciembre.

Material representativo examinado. BRASIL. DISTRITO FEDERAL: in the area of the Córrego Cabeça do Veado, ca. 9.5 km SSE of Brasilia TV tower, *Ratter et al. 3355* (K, UB); 20 km S of Brasilia on road to Goiania, near Rio Melchior, *Irwin et al. 8658** (US); proximidades da Escola Fazendaria, *Heringer 18255* (IBGE); Fazenda Santa Prisca, *Heringer et al. 2018* (IBGE); Lago Norte, *Filgueiras 769, 778, 790* (IBGE); Lago Sul, proximidades do Córrego Taquarí, *Heringer et al. 7510* (IBGE). GOIÁS: Pichoa, *Glaziou 22526* (G, K, M, P, W); 33 km S of Caiaponia on road to Jataí, *Irwin & Soderstrom 7131* (F, K, MO, UB, US*); Cristalina, *Filgueiras & Pereira 923* (IBGE); Serra do Caiapó, 30 km N of Jataí on road to Caiaponia, *Irwin & Soderstrom 7307* (K, US); Luziania, *Heringer 13963* (IBGE, UB); Chapada dos Veadeiros, *Heringer et al. 2754* (IBGE); sin localidad, *St. Hilaire 660* (P). MINAS GERAIS: 37 km S of Prata on highway BR-14, *Goodland 3967* (UB); Serra do Cipó, 110 km NE of Belo Horizonte, *Chase 9297** (US); Morro do Cruzeiro, Lagoa Santa, 42 km N of Belo Horizonte, *Chase 9018** (NY, US); Paracatú, *Filgueiras & Pereira 924, 925* (IBGE); estrada de Cristalina a Paracatú, *Heringer & Rizzini 17447* (IBGE); Rio São Francisco, *Pohl 329** (M, W, US); ad Lagoa Santa, *Warming s.n.* (M, W); sin localidad, *St. Hilaire 473* (P), *Riedel s.n.* (P, W), in campis inter Catalão et Paracatú, *Lund 1834* (W). PARAGUAY: Sierra de Amambay, in campis arenosis Estrella, *Hassler 10115* (BAA, G).

Observaciones. En K hay un ejemplar de Brasil: Minas Gerais, in campis Lagoa Santa, *Riedel 2152*, que pertenece a la especie y que ha sido identificado en ese herbario como un isotipo de la misma. Cabe destacar que Renvoize (1978) indicó que determinados ejemplares coleccionados por Riedel en su viaje con Langsdorff por el Brasil deben ser considerados como de la misma colección hecha por el último autor (y sobre la que Trinius basó la mayor parte de sus descripciones en Paníceas).

CARACTERES HISTOFOLIARES EN CORTE TRANSVERSAL (FIG. 2D, E)

Transcorte plano, de 200–350 μm de espesor; zonas costales e intercostales suavemente pronunciadas; costilla central no diferenciada; 3–4 haces vasculares secundarios, 4–6 haces vasculares terciarios y 2–3 haces vasculares cuaternarios entre haces vasculares primarios contiguos, haces vasculares adyacentes a una distancia de 60–150 μm y separados por 2–3 células clorenquimáticas. Haces vasculares primarios de contorno elíptico, trabados, y equidistantes de ambas epidermis, en correspondencia con las zonas costales, rodeados por una vaina mestomática Kranz compuesta por 13 a 20 células; células Kranz globosas en corte transversal, de tamaño igual o menores que las células clorenquimáticas adyacentes, y rectangulares en vista paradermal, con su eje mayor paralelo a las venas, con cloroplastos especializados de posición centrífuga u ocupando todo el lumen celular, células de la vaina de paredes radiales y tangencial externa curvas, con paredes igualmente engrosadas o con las paredes radiales y tangencial interna manifiestamente engrosadas; 1 hilera de células esclerenquimáticas presente o ausente entre la vaina mestomática y los elementos del metaxilema. Haces vasculares secundarios de contorno elíptico, trabados y equidistantes de ambas epidermis, con 9–15 células en la vaina Kranz. Haces vasculares terciarios libres, dispuestos hacia la cara abaxial, de contorno angular, asociados a las zonas intercostales, con 6–8 células en la vaina Kranz. Haces vasculares cuaternarios libres, próximos a la cara abaxial, de contorno cuadrado, asociados a las zonas intercostales, con 4 células en la vaina Kranz. Clorénquima irregularmente radiado con células

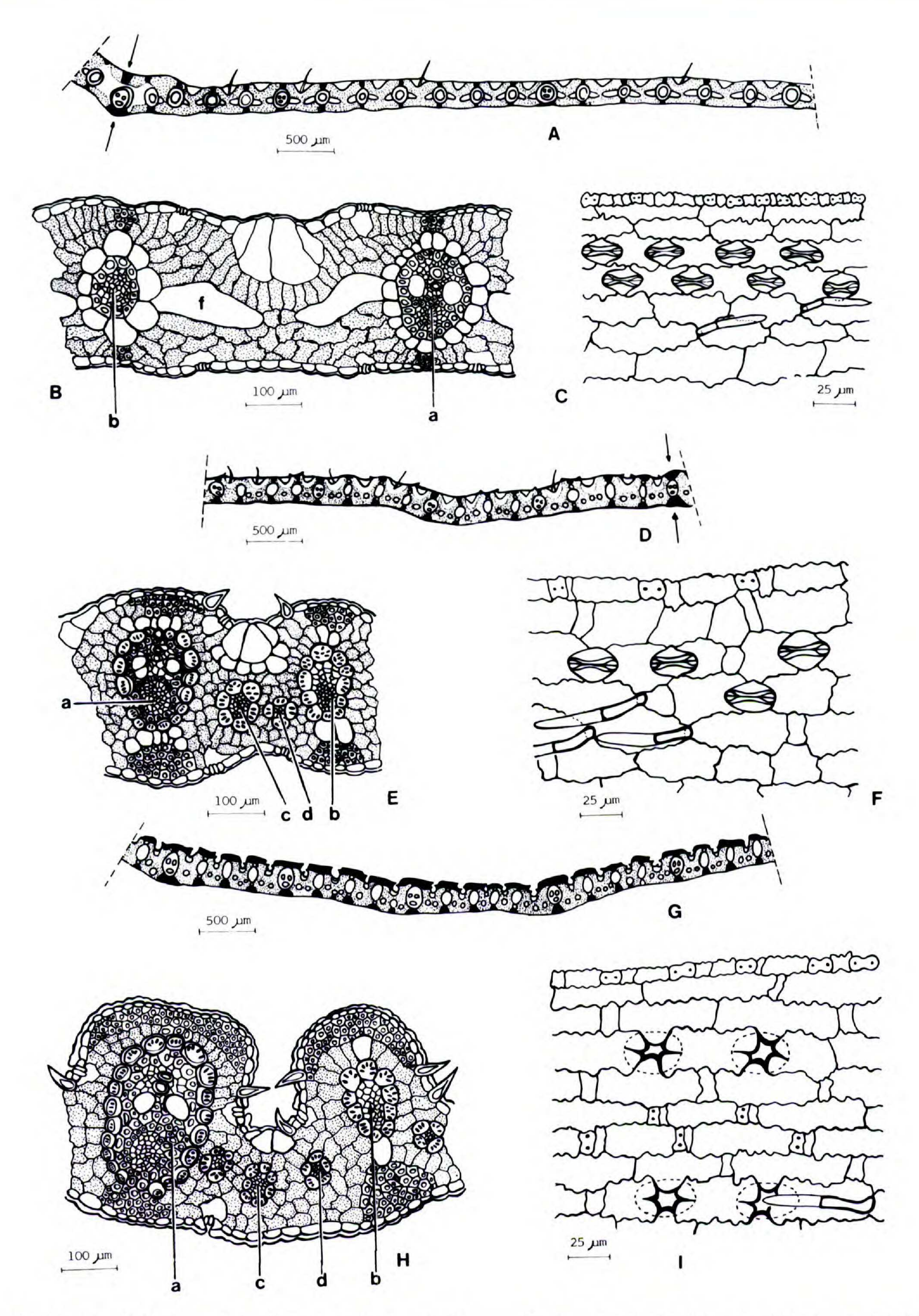


FIGURA 2. A–C. *Streptostachys asperifolia.*—A. Transcorte de una porción de la semilámina mostrando la costilla central (flechas).—B. Detalle de la semilámina en transcorte, entre un haz vascular primario y secundario.—C. Detalle de la epidermis abaxial. D–F. *Streptostachys macrantha*:—D. Aspecto general de un fragmento de la semilámina en transcorte, señalando nervio medio (flechas).—E. Detalle de la semilámina en transcorte.—F. Detalle de la epidermis abaxial. G–I. *Streptostachys ramosa.*—G. Aspecto general de un fragmento de semilámina en transcorte.—H. Detalle de la semilámina en transcorte.—I. Detalle de la epidermis abaxial. a, haz vascular primario; b, haz vascular secundario; c, haz vascular terciario; d, haz vascular cuaternario; f, célula fusoide. (A–C de *Irwin et al. 55991*; D–F de *Irwin et al. 8658*; G–I de *Harley et al. 16876.*)

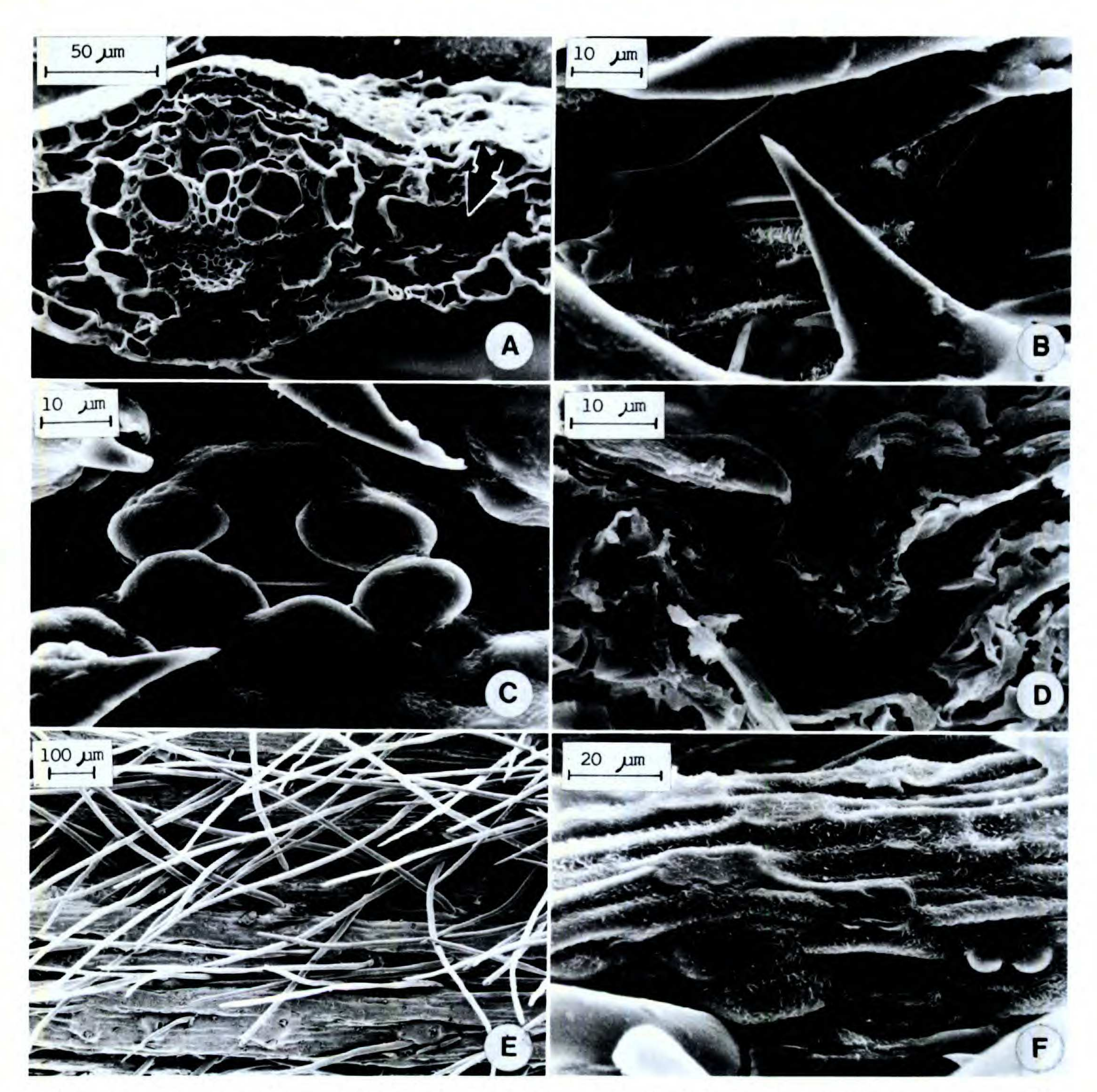


FIGURA 3. *Streptostachys asperifolia.*—A. Detalle de una porción de la semilámina en transcorte, con un haz vascular primario y células fusoides (flecha). B–D. *Streptostachys ramosa.*—B. Detalle de la zona intercostal adaxial.—C. Detalle de la epidermis abaxial, con aparato estomático, cubierto por papilas.—D. Transcorte de C. E, F. *Streptostachys macrantha*:—E. Epidermis abaxial.—F. Detalle de la zona costal abaxial. (A de *Kramer & Hekking 2979*; B–D de *Filgueiras 855*; E, F de *Irwin et al. 8658.*)

rectangulares alrededor de los haces vasculares, y con células isodiamétricas en el resto del mesófilo; espacios intercelulares escasos. Células fusoides ausentes. Células buliformes en grupos de 4–6 células, tipo "abanico" presentes en las zonas intercostales. Parénquima incoloro distribuido por debajo de las células buliformes. Esclerénquima poco desarrollado, hipodérmico, en correspondencia con los haces vasculares primarios y secundarios y el margen foliar. Cristales ausentes. Amiloplastos presentes en las vainas mestomáticas Kranz.

CARACTERES EPIDÉRMICOS DE LA LÁMINA EN VISTA PARADERMAL (FIGS. 2F; 3E, F)

Zonas costales con cuerpos de sílice halteriformes, menos frecuentemente nodulares; aguijones presentes en la cara adaxial. Zonas intercostales con células largas rectangulares, alargadas longitudinalmente, hasta tres veces más largas que anchas, de paredes ligeramente onduladas; células cortas solitarias o en pares. Aparatos estomáticos romboidales, de 33–36 µm de largo, 22–27 µm

de ancho, dispuestos en 2 hileras en las zonas intercostales. Ganchos presentes. Micropelos 2-celulares, fusiformes, de 52.5–72 μm de largo, célula distal más larga que la basal, de paredes delgadas y ápice redondeado. Macropelos unicelulares, presentes en la cara adaxial, de 300–600 μm de largo, rígidos, de paredes engrosadas, base bulbosa y ápice agudo, asociados a células epidérmicas no sobreelevadas. Papilas ausentes.

Observaciones. A pesar de hallarse esta especie en un habitat similar al de *S. ramosa*, *S. macrantha* carece de las adaptaciones xeromórficas presentes en esa especie.

3. Streptostachys ramosa Zuloaga & Soderstrom, Smithsonian Contr. Bot. 59: 52. 1985. TIPO: Brasil. Bahia: 22 km S of the Rio Galheirao along highway BR-020, 8 Apr. 1976, 860 m, *Davidse et al. 12216* (holotipo, MO; isotipos, NY, SP).

Planta perenne, fuertemente rizomatosa; cañas de 1.30–2 m de alto, simples, con hojas basales numerosas, cañas floríferas de 2–3 nudos, entrenudos cilíndricos, glabros, huecos, sólidos en la porción inferior de las cañas; nudos oscuros, comprimidos, glabros. Vainas estriadas, densamente vilosas o glabras, los bordes cortamente pilosos, cuello glabro o cortamente piloso. Lígulas ciliadas, de 0.8–2.5 mm de largo, o ausentes. Láminas lanceoladas, de 30–60 cm de largo, 1–1.4 cm de ancho, planas o con los bordes involutos, lisos, subcordadas, densamente hirsutas en ambas caras o escabriúsculas en la cara adaxial y glabras en la cara abaxial. Pedúnculos de aproximadamente 70 cm de largo. Inflorescencias terminales laxas, piramidales de 30–45 cm de largo, 15–30 cm de ancho; eje principal cilíndrico, glabro, ramificaciones inferiores verticiladas, ocasionalmente alternas, las superiores verticiladas a subopuestas, divergentes del eje principal, eje de las ramificaciones glabro, axilas de las ramificaciones densamente pilosas; espiguillas solitarias y dispuestas unilateralmente sobre las ramas, ramificaciones de tercer orden presentes o más comúnmente ausentes; pedicelos glabros, convexos. Espiguillas largamente elipsoides, de 6.3–9.3 mm de largo, 2.1–2.7 mm de ancho, glabras, verdosas y con tintes violáceos, raquilla manifiesta y engrosada entre la gluma inferior y el antecio superior. Gluma inferior de 1.5–4.4 mm long., ⅙–½ del largo de la espiguilla, aguda, 1–3-nervia, cortamente pilosa en el ápice. Gluma superior obtusa a aguda, 5–7-nervia. Lemma inferior 3–5(7)-nervia, cortamente pilosa en el ápice de la cara interna. Pálea inferior lanceolada, de 5.3–7.9 mm de largo, 1–2.2 mm de ancho, membranácea, glabra; flor inferior presente, lodículas 2, truncadas, estambres 3, anteras de 4.3 mm long. Antecio superior elipsoide, de 5.4–7.9 mm de largo, 1.9–2.4 mm de ancho, blanquecino, piloso y papiloso; lodículas abrazando los bordes inferiores de la pálea. Cariopsis fusiforme, de 3.8 mm de largo, 1.7 mm de ancho, hilo linear, ocupando todo el largo de la cariopsis, embrión menos de ½ del largo de la cariopsis.

Distribución. Brasil, en cerrados de los estados de Bahia, Goiás, Minas Gerais, y Mato Grosso, a 400–1,500 m. Crece en suelos arenosos, pedregosos. Florece entre enero y abril.

Material representativo examinado. BRASIL. BAHIA: Ipatá, *Harley et al. 24147* (K); Mucugé, rodovía para Palmeira, *Hatschbach & Kummrow 48033* (K); Serra do Sincorá, ca. 15 km NW of Mucugé on the road to Gune & Palmeiras, *Harley et al. 20997* (K); 15 km S of the intersection of highway BR-020 and the Rio Roda Velha, *Davidse et al. 12085* (K, MO, NY, SP, US*); Serra do Curral Feio, 22 km NW of Lagoinha, on side road to Minas do Mimoso, *Harley et al. 16876* (K, MO, NY, P, US*); Espigão Mestre, ca. 100 km WSW of Barreiras, *Anderson et al. 36657* (MO*, NY, UB). GOIÁS: Rodovía BR-050, Mun. Campo Alegre de Goiás, *Hatschbach 51776* (K); Cristalina, 29-I-1980, *Heringer & Rizzini 17626* (IBGE). MATO GROSSO: Chapada dos Guimaraes, *Hatschbach et al. 36145* (K, MO, NY), *Filgueiras 855* (IBGE); entre Aldeia Quemada e Rio Verde, Mar. 1921, *Kuhlmann s.n.* (RB, SI*). MINAS GERAIS: Mun. Francisco Sá, Serra do São Calixto, *Burman 147, 185, 195* (SP): ca. 20 km S of Alto do Paraiso, *Irwin et al. 24716* (NY*).

Número cromosómico. $n = 27$ (Davidse & Pohl, 1978, bajo *Panicum macranthum* Trin.).

Observaciones. *Streptostachys ramosa* se aparta exomorfológicamente de *S. macrantha* por el mayor tamaño de plantas, láminas y panojas.

En el ejemplar *Glaziou 20123a* (K, P), figura como lugar de colección Río de Janeiro, Brasil, lo cual obviamente es un error de etiquetado dada la distribución y el hábitat donde crece la especie.

CARACTERES HISTOFOLIARES EN CORTE TRANSVERSAL (FIGS. 2G, H; 3D)

Transcorte en forma de "U" abierta, involuto, de 360–440 μm de espesor; cara adaxial con zonas costales conspícuas, de ápice truncado y zonas intercostales hasta ½ de profundidad en relación al ancho de la lámina; cara abaxial con zonas costales e intercostales poco manifiestas; costilla central conspicua; 2–4 haces vasculares secundarios, 4–8 haces vasculares terciarios y 2–6 haces vasculares cuaternarios entre haces vasculares pri-

marios contíguos; haces vasculares adyacentes a una distancia de 60–160 μm y separados por 2–3 células clorenquimáticas. Haces vasculares primarios de contorno elíptico, asociados a las zonas costales, trabados y equidistantes de ambas epidermis, rodeados por una vaina mestomática Kranz, compuesta de 13–25 células de tamaño igual o menor que las células del mesófilo; células Kranz globosas en corte transversal y rectangulares en vista paradermal, con su eje mayor longitudinal; células Kranz con las paredes radiales y tangencial externa curvas, igualmente engrosadas o con las paredes radiales y tangencial interna fuertemente engrosadas; cloroplastos de posición centrífuga u ocupando todo el lumen celular; 1–3 hileras de células esclerenquimáticas de lumen pequeño y paredes igualmente engrosadas presentes o ausentes entre la vaina Kranz y los elementos del metaxilema. Haces vasculares secundarios de contorno elíptico, en correspondencia con las zonas costales, trabados a semitrabados y equidistantes de ambas epidermis, con 10–15 células Kranz globosas a reniformes, con las paredes más o menos igualmente engrosadas, extensiones de la vaina presentes o ausentes, cuando presentes compuestas por 1 o 2 células dispuestas hacia ambas caras. Haces vasculares terciarios libres en correspondencia con las zonas intercostales, dispuestos hacia la cara abaxial, de contorno angular, vaina mestomática con 5–8 células Kranz. Haces vasculares cuaternarios libres, de contorno cuadrado, próximos a la cara abaxial y en correspondencia con las zonas intercostales. Clorénquima irregularmente radiado alrededor de los haces vasculares con células más o menos rectangulares, el resto del clorénquima con células isodiamétricas y con escasos espacios intercelulares. Células fusoides ausentes. Células buliformes en grupos de 2–4 células tipo "abanico" distribuidas en las zonas intercostales adaxiales. Esclerénquima discontínuo, hipodérmico, abundante en las zonas costales en correspondencia con los haces vasculares primarios, secundarios y el margen foliar. Cristales ausentes. Amiloplastos presentes en las vainas mestomáticas Kranz.

CARACTERES EPIDÉRMICOS DE LA LÁMINA EN VISTA PARADERMAL (FIGS. 2I; 3B, C)

Zonas costales con cuerpos de sílice halteriformes; aguijones frecuentes en la cara adaxial. Zonas intercostales con células largas rectangulares, alargadas longitudinalmente, más de tres veces más largas que anchas, de paredes onduladas, fuertemente engrosadas; células cortas solitarias o en pares, rectangulares. Aparatos estomáticos subdiscoidales, de 37–45 μm de largo, 33–39 μm de ancho, distribuidos en 1–4 hileras en las zonas intercostales, en el mismo nivel que el resto de las células epidérmicas en la cara adaxial y hundidos en la cara abaxial. Ganchos y aguijones presentes en las zonas intercostales de la cara adaxial. Micropelos 2-celulares, fusiformes, de 79.5–94.5 μm de largo, con ambas células de aproximadamente igual tamaño; célula basal de paredes engrosadas, célula distal de paredes delgadas y ápice obtuso. Macropelos unicelulares de 750–1,200 μm de largo, de paredes engrosadas, base bulbosa y ápice agudo, asociados a células epidérmicas en el mismo nivel que el resto de la epidermis. Papilas presentes en las zonas intercostales abaxiales, asociadas a las células largas e interestomáticas, de posición distal y excéntrica, cubriendo parcialmente a los estomas.

Observaciones. *Streptostachys ramosa* posee caracteres predominantemente xeromórficos, como ser la presencia de cutícula gruesa, zonas costales e intercostales adaxiales conspicuas (con zonas intercostales profundas), con numerosos aguijones cubriendo los aparatos estomáticos adaxiales, y hallándose a su vez los estomas abaxiales hundidos y cubiertos parcialmente por papilas, siendo este último carácter poco frecuente en la epidermis de las gramíneas.

Eiten (1978) señaló para la región del cerrado (incluyendo a los campos rupestres), una estación seca entre abril y septiembre con aproximadamente 250 mm de precipitación, existiendo en el resto del año una precipitación promedio de 1,350 mm. Los suelos son comúnmente arenosos, bien drenados, y generalmente pobres en nutrientes, siendo la radiación solar intensa en este tipo de ambiente.

ESPECIE EXCLUIDA

El análisis del material típico de *S. acuminata* permitió comprobar que la especie fue casi simultáneamente descripta por Zuloaga & Soderstrom (1985) bajo el nombre de *Brachiaria tatianae*.

Los caracteres diagnósticos del género *Brachiaria* (Trin.) Griseb. han sido cuestionados en los ultimos años por autores como Hsu (1965) y más recientemente por Webster (1987). Este último autor consideró a *Brachiaria* como género monotípico, incluyendo en el mismo únicamente a *B. eruciformis* (J. E. Smith) Griseb. por tener antecio superior liso, punto primario de desarticulación por encima de la gluma inferior, lemma mútica y pálea no cubierta por la lemma en su porción apical. Webster (1987) distinguió a *Urochloa* P. Beauv. por poseer antecio superior rugoso, espiguillas desarticulando por debajo de la gluma in-

ferior, lemma mútica, crestada o apiculada y pálea cubierta por la lemma en su ápice.

Siguiendo el criterio sustentado por Webster (1987, 1988), y por coincidir *S. acuminata* con los caracteres diagnósticos del genero *Urochloa*, en la presente contribución se trata a la especie en el género *Urochloa*.

Urochloa acuminata (Renvoize) Morrone & Zuloaga, comb. nov. *Streptostachys acuminata* Renvoize, Kew Bull. 39: 182. 1984. TIPO: Brasil. Bahia: estrada de Lençois, BR-242, 5 km ao N de Lençois, 19 Dec. 1981, *André M. de Carvalho, G. P. Lewis & J. L. Hage 1007 bis* (holotipo, K; fotografía del tipo y fragmento, SI).

Brachiaria tatianae Zuloaga & Soderstrom, Smithsonian Contr. Bot. 59: 7. 1985. [*Panicum megastachyum* Nees, Agrost. Bras.: 154. 1829. No *Panicum megastachyum* Nees ex Trin., 1826.] TIPO: Brasil. Minas Gerais: habitat in marginibus sylvarum Districtus Adamantum ad Tejuco etc. provinciae Minarum generalium, *Martius s.n.* (holotipo, M, fragmento, US).

Plantas perennes, con cañas multinodes de 1.80–2 m de alto, simples, erectas; entrenudos cilíndricos, ralamente pilosos hacia la porción superior a glabros; nudos pubescentes, comprimidos, castaños. Vainas de aproximadamente 15 cm de largo, pubescentes, los bordes membranáceos, aurículas reducidas, cuello piloso. Lígulas cortamente membranáceas en la base, luego largamente ciliadas, de 1.5 mm de largo. Láminas lanceoladas, de 26–40 cm de largo, 1.5 cm de ancho, planas, subcordadas, acuminadas, cortamente pilosas en ambas caras, los márgenes cartilaginosos. Inflorescencia terminal laxa, multiflora, piramidal, de 25–35 cm de largo; eje principal anguloso, pubescente, racimos aproximadamente 25, los inferiores verticilados, los superiores alternos a subopuestos, divergentes, ejes de los racimos triquetros, de 5–19 cm de largo, 0.4–0.6 mm de ancho, flexuosos, cortamente pilosos y escabrosos, terminando en una espiguilla desarrollada; axilas de las ramificaciones cortamente pilosas; espiguillas en pares, la inferior subsésil, solitarias hacia el ápice de los racimos; pedicelos triquetros, de 0.8–4 mm de largo, largamente pilosos cerca de la inserción de la espiguilla. Espiguillas largamente elipsoides, de 6–6.8 mm de largo, 2.2–2.4 mm de ancho, pilosas hacia el ápice de glumas y lemma inferior. Gluma inferior ovada, de 3.5–3.8 mm de largo, abrazadora, poco más de ½ del largo de la espiguilla, 5–7-nervia, con los nervios anastomosados hacia el ápice, separada de la gluma superior por un corto entrenudo. Gluma superior de 5.2–6.1 mm de largo, 7–9-nervia, dejando libre el ápice del antecio superior. Lemma inferior 5–7-nervia. Pálea inferior elíptica, de 4.5–5.9 mm de largo, 1.6–2.1 mm de ancho, hialina, los bordes ciliados, glabra en el resto de la superficie; flor inferior presente, lodículas 2, de 0.5 mm de largo, estambres 3, anteras purpúreas de 2.7 mm de largo. Antecio superior elipsoide, de 4.7–5.9 mm de largo, 1.6–2.1 mm de ancho, pajizo, endurecido, transversalmente rugoso, con papilas verrugosas sobre toda la superficie, lemma de ápice cortamente crestado y piloso, raquilla prolongada por encima del antecio superior en forma de un mucrón de tamaño variable; lodículas 2, conduplicadas, abrazando los bordes inferiores de la pálea, estambres 3, anteras de 3 mm de largo; estilos libres, estigmas plumosos. Cariopsis no visto.

Distribución. Conocida hasta el presente para Bahia, Brasil, creciendo en bordes de bosques.

Observaciones. Entre los caracteres más importantes de la especie se encuentran los pedicelos largamente pilosos en su porción apical, antecio superior transversalmente rugoso y con raquilla prolongada por encima de la inserción del antecio superior.

En el catálogo de colección de André M. de Carvalho figura (Mattos Silva, comm. pers.) únicamente el número 1007. Al enviarse material de este botánico en consulta a Kew, Renvoize advirtió que había mezcla dentro de dicha numeración, correspondiendo el número 1007 a *Ichnanthus bambusiflorus* (Trin.) Doell, existiendo otro especimen diferente, al que Renvoize dió el número 1007 bis y describió como *S. acuminata*. Cabe destacar que el holotipo de esta última especie se encuentra depositado en K y no en CEPEC como consta en la diagnosis original de la especie.

CARACTERES HISTOFOLIARES EN CORTE TRANSVERSAL (FIG. 4D, F)

Transcorte plano, de 130–200 μm de espesor; zonas costales e intercostales suavemente pronunciadas; costilla central no diferenciada; 7–9 haces vasculares secundarios entre haces vasculares primarios contiguos, haces primarios y secundarios en correspondencia con las zonas costales; haces vasculares adyacentes a una distancia de 150–185 μm y separados por 2–3 células clorenquimáticas. Haces vasculares primarios de contorno circular, trabados, equidistantes de ambas epidermis, rodeados por 2 vainas, la vaina interna mestomática y la vaina externa parenquimática Kranz, de 12–14 células con cloroplastos especializados de po-

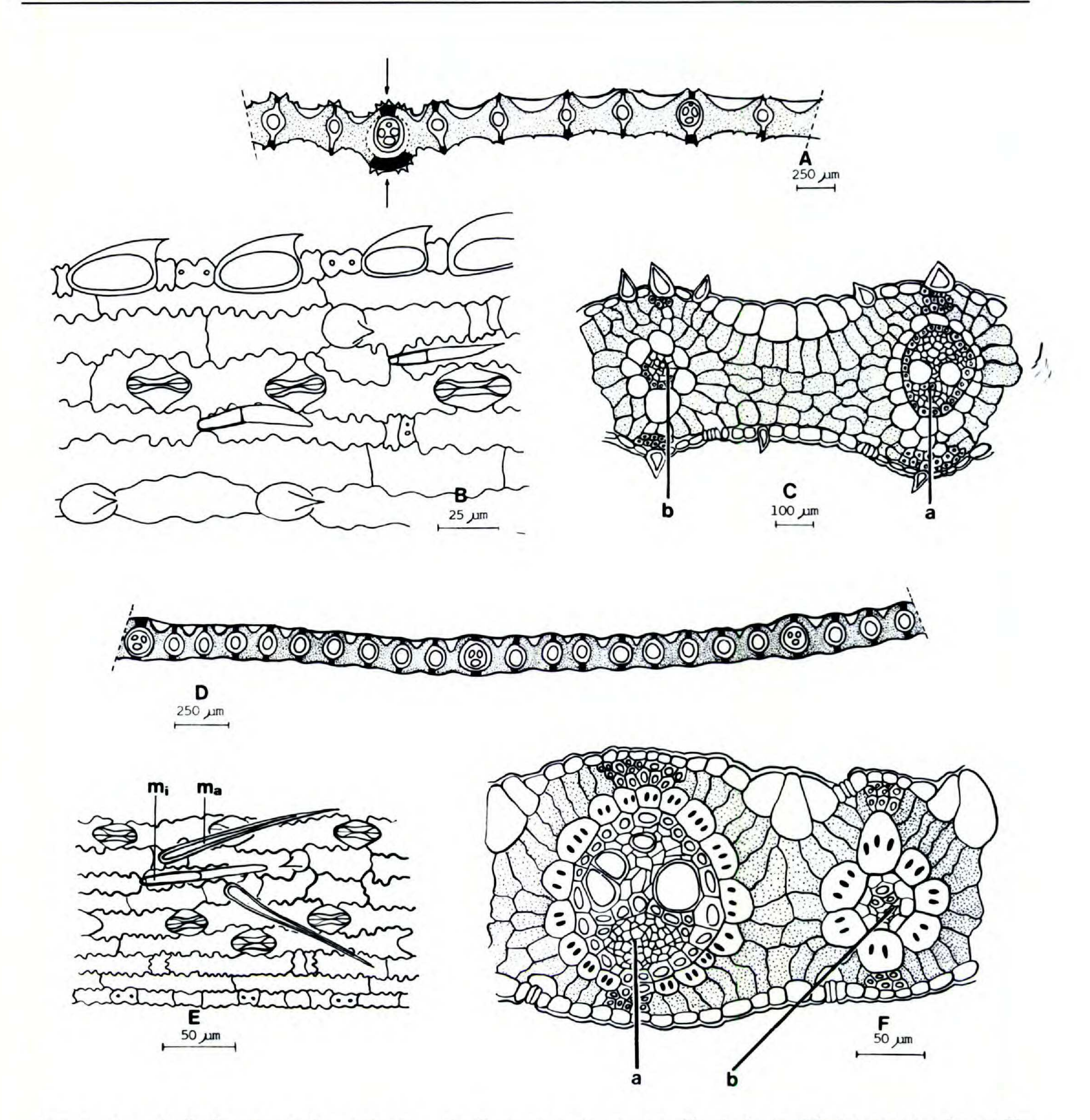


FIGURA 4. A–C. *Streptostachys robusta.*—A. Transcorte de una porción de la semilámina mostrando costilla central (flechas).—B. Detalle de la epidermis abaxial.—C. Detalle de la semilámina en transcorte, entre un haz vascular primario y secundario. D–F. *Urochloa acuminata.*—D. Transcorte de una porción de la semilámina.—E. Detalle de la epidermis abaxial.—F. Detalle de la semilámina en transcorte, entre un haz vascular primario y secundario. a, haz vascular primario; b, haz vascular secundario; ma, macropelo; mi, micropelo. (A–C de *Belem & Pinheiro 2381*; D–F de *de Carvalho et al. 1007 bis.*)

sición centrífuga (?), interrumpida hacia la cara abaxial o hacia ambas caras por tejido mecánico. Células Kranz de paredes tangenciales externas marcadamente convexas y de paredes radiales subrectas en corte transversal, y más o menos cuadradas a rectangulares en vista paradermal, con el eje mayor perpendicular; elementos del metaxilema en contacto directo con la vaina mestomática. Haces vasculares secundarios de contorno poligonal, trabados y equidistantes de ambas epidermis, vaina mestomática presente o ausente, cuando presente con pocas células adyacentes al floema; vaina Kranz contínua, compuesta por 8–11 células ± globosas; extensiones de la vaina con 1 o 2 células parenquimáticas incoloras ocasionalmente presentes hacia la cara adaxial. Clorénquima radiado alrededor de los haces vasculares en 1 capa, células tabulares, raquimorfas. Células fusoides ausentes. Células buliformes en grupos de 3 células tipo "Sporobolus," presentes en las zonas

intercostales adaxiales. Esclerénquima poco desarrollado en correspondencia con los haces vasculares y el margen foliar. Cristales ausentes. Almidón presente en las células de la vaina Kranz.

CARACTERES EPIDÉRMICOS DE LA LÁMINA EN VISTA PARADERMAL (FIG. 4E)

Zonas costales con cuerpos de sílice halteriformes; aguijones ausentes. Zonas intercostales con células largas rectangulares, alargadas longitudinalmente, más de tres veces más largas que anchas, de paredes anticlinales longitudinales onduladas; células cortas solitarias. Aparatos estomáticos subdiscoidales a romboidales de 28–33 μm de largo, 20–24 μm de ancho, distribuidos en dos hileras en las zonas intercostales. Ganchos presentes, aislados. Micropelos 2-celulares, fusiformes, de 66–100 μm de largo, célula basal más corta que la distal, de paredes gruesas, célula distal de paredes delgadas y de ápice redondeado. Macropelos unicelulares de 100–140 μm de largo, de paredes engrosadas y base bulbosa, asociada a 2 células epidérmicas no sobreelevadas, ápice agudo. Papilas ausentes.

Observaciones. Dado que para el estudio histofoliar se ha contado sólo con material de herbario, correspondiente al ejemplar tipo de *Streptostachys acuminata* y al de *Brachiaria tatianae*, no se ha podido establecer con exactitud la posición de los cloroplastos en la vaina Kranz, si bien los mismos están aparentemente dispuestos en forma centrífuga en relación al nervio.

ESPECIE DUDOSA

Como ya se ha indicado en la discusión, la posición de *S. robusta* se debe considerar dudosa, dado que el material herborizado es inmaduro.

Streptostachys robusta Renvoize, Kew Bull. 39: 182. 1984. TIPO: Brasil. Bahia: Mun. Ilheus, 16 km SW of Olivença, toward Vila Brasil, 21 May 1976, *Calderón et al. 2443* (holotipo, CEPEC*; isotipo, US).

Plantas perennes?, base no vista, hasta de 1.8 m de alto (según etiqueta); cañas con nudos inferiores con raices adventicias; entrenudos cilíndricos, huecos, glabros; nudos comprimidos, oscuros, glabros. Vainas estriadas, glabras, con los bordes membranáceos. Lígulas membranáceas. Láminas lanceoladas, de 32–40 cm de largo, 3.8–4.5 cm de ancho, con pseudopecíolo oscuro de 0.7–0.8 cm de largo, piloso en los márgenes; láminas asimétricas, escabriúsculas en ambas caras, con los bordes cartilaginosos, pilosos hacia la base, nervio medio marcado. Inflorescencia terminal laxa, amplia, hasta de 40 cm de largo; eje principal escabriúsculo, anguloso, ramificaciones inferiores verticiladas, con racimos hasta de 25 cm long., ejes de las ramificaciones escabrosos, con espiguillas en pares o sobre cortas ramificaciones de tercer orden, axilas de las ramificaciones cortamente pilosas; pedicelos cortos, triquetros, escabrosos. Espiguillas lanceoladas, de 5.5 mm de largo, 1.5 mm de ancho, comprimidas lateralmente. Gluma inferior de 5 mm de largo, $3/4$–$4/5$ del largo de la espiguilla, acuminada, 5-nervia, escabrosa en ambas caras y con largos pelos blanquecinos hacia la porción superior. Gluma superior 7-nervia, acuminada, cortamente pilosa sobre ambas caras. Lemma inferior pilosa hacia el ápice. Antecio superior con apéndices membranáceos en los bordes inferiores de la lemma.

Material adicional examinado. BRASIL. BAHIA: Margem da Rodovía Una-Olivença, 1 June 1966, *Belem & Pinheiro 2381* (CEPEC*, UB, US).

Distribución. Bahia, Brasil. Crece en suelos arenosos, es común en bordes de selvas y costados del camino.

Observaciones. Todo el material de *S. robusta* coleccionado hasta el presente es inmaduro, tal como fue indicado por Renvoize (1984) en su diagnosis original, lo cual no permite dar una descripción apropiada del antecio superior de la especie.

CARACTERES HISTOFOLIARES EN CORTE TRANSVERSAL (FIG. 4A, C)

Transcorte plano, de 230–560 μm de espesor, con zonas costales e intercostales suavemente pronunciadas; costilla central con 1 haz vascular primario asociado a células parenquimáticas incoloras; 4–6 haces vasculares secundarios entre haces vasculares primarios contiguos, haces primarios y secundarios en correspondencia con las zonas costales; haces vasculares adyacentes a una distancia de 360–520 μm y separados por 7–9 células clorenquimáticas. Haces vasculares primarios de contorno circular, trabados, rodeados por 2 vainas, una interna mestomática y una externa parenquimática sin cloroplastos especializados; vaina parenquimática contínua, compuesta por 17–21 células globosas, ocasionalmente separada del tejido mecánico por 2–4 células parenquimáticas incoloras. Haces vasculares secundarios de contorno angular, trabados; vaina parenquimática contínua de 6–9 células; vaina mestomática incompleta en correspondencia con el floema; proyecciones de la vaina con 2–4 células hacia ambas caras. Clorénquima irregularmente radiado alrededor de los ha-

ces vasculares, con células tabulares, raquimorfas, dispuestas en dos capas hacia la cara adaxial y en una capa hacia la cara abaxial; células clorenquimáticas tabulares y semejando un tejido en empalizada por debajo de las células buliformes, con cloroplastos abundantes en relación al resto del tejido clorenquimático; espacios intercelulares presentes. Células fusoides ausentes. Células buliformes presentes en las zonas intercostales adaxiales, en grupos regulares de 6–8 células dispuestas en "abanico." Esclerénquima hipodérmico, discontínuo, asociado a los haces vasculares primarios y secundarios y el margen foliar. Cristales ausentes. Amiloplastos presentes en las células clorenquimáticas.

CARACTERES EPIDÉRMICOS DE LA LÁMINA EN VISTA PARADERMAL (FIG. 4B)

Zonas costales con cuerpos de sílice halteriformes; aguijones presentes en ambas caras. Zonas intercostales con células largas rectangulares, más de tres veces más largas que anchas, de paredes onduladas; células cortas solitarias o en pares sílico-suberosos. Aparatos estomáticos romboidales, de 40–50 μm de largo, 33–40 μm de ancho, distribuidos en las zonas intercostales en 2–4 hileras. Ganchos presentes en las zonas intercostales. Micropelos 2-celulares, fusiformes, de 64–72 μm de largo, célula basal más corta que la distal, de paredes engrosadas, célula distal de paredes delgadas y ápice agudo. Macropelos no vistos. Papilas ausentes.

LITERATURA CITADA

BEATTIE, A. J. 1983. Distribution of Ant-dispersed Plants. Sonderb. Naturwiss Ver. Hamburg 7: 249–270.

BROWN, W. V. 1977. The Kranz syndrome and its subtypes in grass systematics. Mem. Torrey Bot. Club 23 (3): 1–97.

CALDERÓN, C. E. & T. R. SODERSTROM. 1973. Morphological and anatomical considerations of the grass subfamily Bambusoideae based on the new genus *Maclurolyra*. Smithsonian Contr. Bot. 11: 1–55.

CLAYTON, W. D. & S. A. RENVOIZE. 1986. *Genera Graminum*, Grasses of the World. Kew Bull. Additional Series XIII. London.

DAVIDSE, G. 1987. Fruit dispersal in the Poaceae. Pp. 143–155 *in* T. R. Soderstrom, K. W. Hilu, C. S. Campbell & M. E. Barkworth (editors), Grass Systematics and Evolution. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.

——— & R. W. POHL. 1978. Chromosome numbers of tropical American grasses (Gramineae). Ann. Missouri Bot. Gard. 65: 637–649.

EITEN, G. 1978. Delimitation of the cerrado concept. Vegetatio 36: 169–178.

ELLIS, R. P. 1976. A procedure for standardizing comparative leaf anatomy in the Poaceae. I. The leaf-blade as viewed in transverse section. Bothalia 12: 65–109.

———. 1977. Distribution of the Kranz syndrome in the southern African Eragrostoideae and Panicoideae according to bundle sheath anatomy and citology. Agroplantae 9: 73–110.

———. 1979. A procedure for standardizing comparative leaf anatomy in the Poaceae. II. The epidermis as seen in surface view. Bothalia 12: 641–671.

———. 1984. *Eragrostis walteri*—a first record of non-Kranz leaf anatomy in the subfamily Chloridoideae (Poaceae). S. African J. Bot. 3(6): 380–386.

FILGUEIRAS, T. S. 1986. O conceito do fruto em gramineas e seu uso na taxonomia da familia. Pesquisa Agropecuaria Brasileira 21(2): 93–100.

HATTERSLEY, P. W. & L. WATSON. 1976. C_4 grasses: an anatomical criterion for distinguishing between NADP-Malic enzyme species and PCK or NAD-malic enzyme species. Austral. J. Bot. 24: 297–308.

HSU, C. C. 1965. The classification of *Panicum* (Gramineae) and its allies, with special reference to the characters of lodicule, style base and lemma. J. Fac. Sci. Univ. Tokyo, Sect. 3, Bot. 9: 43–150.

JACQUES-FÉLIX, H. 1962. Les Graminées (Poaceae) d'Afrique tropicale, 1: Generalités, classification, description des genres. Institut de Recherches Agronomiques Tropicales et des Culture Vivrieres, Bulletin Scientifique (Paris), 8.

JENSEN, W. A. 1962. Botanical Histochemistry. Principles and Practice. W. H. Freeman, San Francisco.

JOHANSEN, D. A. 1940. Plant Microtechnique. McGraw-Hill, New York & London.

KILLEEN, T. & L. CLARK. 1986. Fusoid-like cells in *Panicum* sect. *Laxa* (Poaceae: Panicoideae). Amer. J. Bot. 73(5): 771–772.

LAUNERT, E. 1970. Miscellaneous taxa of Gramineae from southwest Africa and adjacent areas. Mitt. Bot. Staatssamml. München 8: 156–158.

METCALFE, C. R. 1960. Anatomy of the Monocotyledons. I. Gramineae. Clarendon Press, Oxford.

PRAT, H. 1932. L'epiderme des Graminées, etude anatomique et systematique. Ann. Sci. Nat. Bot. 14: 117–324.

———. 1936. La systematique des Graminées. Ann. Sci. Nat. (Paris) XVIII: 165–258.

PRENDERGAST, H. D. V. & P. W. HATTERSLEY. 1987. Australian C_4 grasses (Poaceae): leaf blade anatomical features in relation to C_4 acid decarboxylation types. Austral. J. Bot. 35: 355–382.

RENVOIZE, S. A. 1978. The genus *Panicum* group Lorea (Gramineae). Kew Bull. 32: 419–428.

———. 1984a. New grasses from Bahia. Kew Bull. 39: 179–183.

———. 1984b. The Grasses of Bahia. Royal Botanic Gardens, Kew.

———. 1987. A survey of leaf-blade anatomy in grasses. XI. Paniceae. Kew Bull. 42: 739–768.

SÁNCHEZ, E. & M. I. CASABONA. 1981. Presencia de cristales en hojas de Paniceae (Gramineae). Bol. Soc. Argent. Bot. 20: 83–90.

SASS, J. E. 1940. Elements of Botanical Microtechnique. McGraw-Hill, New York & London.

SCHMID, R. & M. D. TURNER. 1977. Contrad 70, an effective softener of herbarium material for anatomical study. Taxon 26: 551–552.

SENDULSKY, T., T. S. FILGUEIRAS & A. G. BURMAN.

1987. Fruits, embryos and seedlings. Pp. 31–36 *in* T. R. Soderstrom, K. W. Hilu, C. S. Campbell & M. E. Barkworth (editors), Grass Systematics and Evolution. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.

SODERSTROM, T. R. & R. P. ELLIS. 1987. The position of bamboo genera and allies in a system of grass classification. Pp. 225–238 *in* T. R. Soderstrom, K. W. Hilu, C. S. Campbell & M. E. Barkworth (editors), Grass Systematics and Evolution. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.

———, ——— & E. J. JUDZIEWICZ. 1987. The Phareae and Streptogyneae (Poaceae) of Sri Lanka: a morphological-anatomical study. Smithsonian Contr. Bot. 65: 27 pp.

STIEBER, M. T. 1982. Revision of *Ichnanthus* sect. *Ichnanthus* (Gramineae, Panicoideae). Syst. Bot. 7: 85–115.

———. 1987. Revision of *Ichnanthus* sect. *Foveolatus* (Gramineae: Panicoideae). Syst. Bot. 12: 187–216.

TATEOKA, T., S. INOU & S. KAWANO. 1959. Notes on some grasses IX. Systematic significance of 2-cellular microhairs of leaf epidermis. Bot. Gaz. (Crawfordsville) 121: 80–91.

WATSON, L. & M. J. DALLWITZ. 1988. Grass Genera of the World. Illustrations of characters, descriptions, classification, interactive identification, information retrieval. Research School of Biological Sciences, The Australian National University.

———, H. T. CLIFFORD & M. J. DALLWITZ. 1985. The classification of Poaceae: subfamilies and supertribes. Austral. J. Bot. 33: 433–484.

WEBSTER, R. D. 1987. The Australian Paniceae (Poaceae). J. Cramer, Stuttgart, West Germany.

———. 1988. Genera of the North American Paniceae (Poaceae: Panicoideae). Syst. Bot. 13(4): 576–609.

ZULOAGA, F. O. & T. R. SODERSTROM. 1985. Classification of the outlying species of New World *Panicum* (Poaceae: Paniceae). Smithsonian Contr. Bot. 59: 46–55.